

УДК 591.69-755.43-512.2

**ОСОБЕННОСТИ ЗАРАЖЕНИЯ  
И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ МЕТАЦЕРКАРИЙ  
DIPLOSTOMUM HURONENSE (LA RUE, 1927) HUGHES, 1929  
В ПЛОТВЕ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА**

© Е. П. Иешко, Д. И. Лебедева

Институт биологии КарНЦ РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия  
Поступила 29.03.2006

Проведена оценка изменения характера зараженности и распределения метацеркарий *Diplostomum huronense* в зависимости от возраста рыбы на примере плотвы Ладожского оз. Показано, что распределение численности трематод в популяции плотвы моделируется негативным биномиальным распределением в начальный период жизни рыбы (до возраста 5+). Агрегированность распределения паразитов формируется благодаря не только индивидуальным различиям в устойчивости рыб к заражению метацеркариями, но и высокой смертности сильно зараженных особей. У хозяев старшего возраста в связи с высокой устойчивостью к заражению диплостомидами распределение численности паразита теряет агрегированный характер.

С выходом в свет работ Крофтона (Crofton, 1971a, b) и Бреева (1972) в отечественной и зарубежной паразитологии резко возрос интерес к изучению закономерностей распределения численности паразитов. Численность как вероятностное событие характеризуется дисперсией ( $S$ ) и математическим ожиданием ( $X$ ), ее эмпирическим выражением является индекс обилия. Именно на эти аспекты еще в 1960-х годах указывали Петрушевский, Петрушевская (1960), отмечая значимость оценки параметров варьирования значений интенсивности заражения, характеризующих характер распределения численности паразита в популяции хозяина. В настоящее время имеется ряд работ, где дается представление о пространственных и временных аспектах становления паразито-хозяинных отношений (Павлов, Иешко, 1986; Иешко и др., 1987; Иешко, 1988; Иешко и др., 1999). В этих работах показаны роль индивидуальных особенностей хозяев при заражении, их изменчивость в ходе нарастания заражения, а также значение возрастных различий хозяев в восприимчивости паразитов. В естественных условиях факторы, определяющие агрегированность, многочисленны и изменчивы. К основным можно отнести гетерогенность восприимчивости хозяев к заражению, вызванную наличием предварительного заражения, вариабельностью в дозе заражения, пространственной неоднородностью распределения личинок паразита в пределах места обитания хозяина (Anderson et al., 1978). Исследо-

ваниями Иешко (1988), Иешко, Голицына (1982) было показано, что хорошее согласование эмпирических и теоретических частот чаще наблюдается для негативного биномиального распределения (НБР).

Нами была предпринята попытка оценить изменения характера зараженности и распределения численности метацеркарий *Diplostomum huronense* в зависимости от возраста рыбы на примере плотвы Ладожского оз.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили сборы метацеркарий *Diplostomum huronense* (La Rue, 1927) Hugnes, 1929 из хрусталиков глаз плотвы возраста 2+ — 7+, отловленной в восточном районе Ладожского оз. с 2002 по 2004 г. Каждый год в мае изучалась одна выборка определенного возраста (2+, 3+ — 15; 4+, 5+ — 49; 6+, 7+ — 67 экз.). Всего исследован 131 экз. рыб. Обработка материала проводилась по общепринятой методике (Судариков, Шигин, 1965; Быховская-Павловская, 1985). Статистическая обработка материалов велась по Брееву (1929) и Ивантеру, Коросову (2003) с помощью программы QUANTITATIVE PARASITOLOGY 2.0 (Rozsa et al., 2000).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

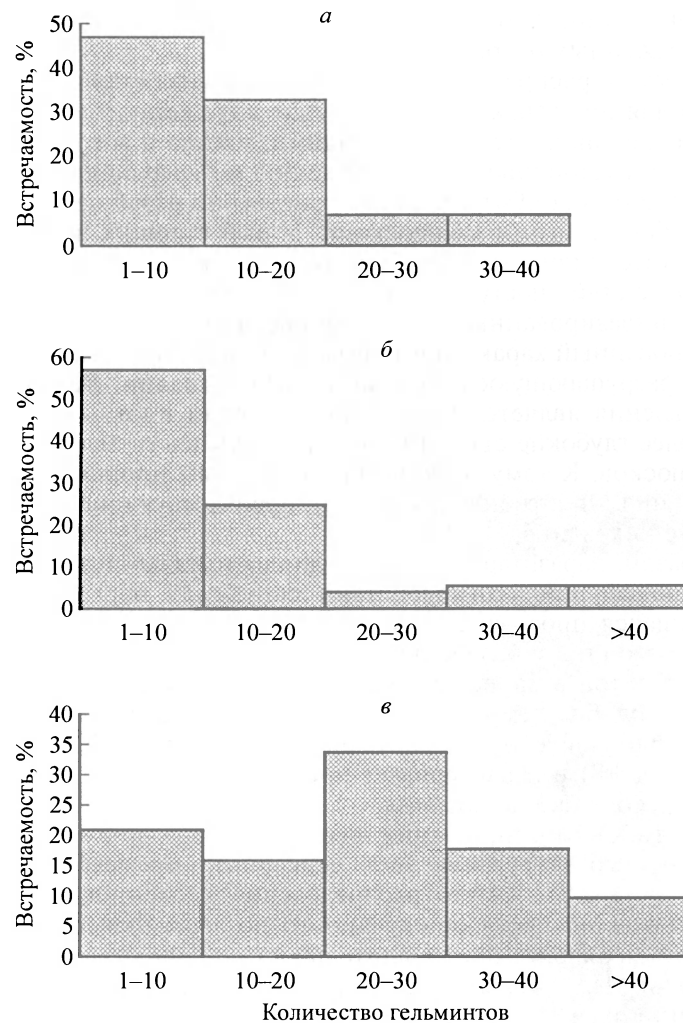
Выполненные исследования показали, что плотва младших возрастов отличается высокой восприимчивостью к заражению диплостомидами. Очевидно, что приуроченность этих рыб к мелководьям и зарослевой литорали определяет пространственную близость с местами обитания брюхоногих моллюсков, промежуточных хозяев паразитов, обеспечивая тем самым максимальную встречаемость паразита. Распределение численности метацеркарий в популяции хозяина имеет выраженный агрегированный характер и показывает, что исследуемая возрастная группа имеет заметные индивидуальные различия в восприимчивости к заражению. Изучение типа распределения показало высокое соответствие кривой негативного биномиального распределения (НБ) (см. таблицу, рисунок, а). Данный тип распределения, или агрегированность, формируется благодаря не только индивидуальным различиям в устойчивости рыб к заражению метацеркариями, но и высокой смертности сильно зараженных особей.

Диплостомиды, поражая хрусталик глаза, могут существенно влиять на остроту зрения рыб, делая зараженную плотву преимущественной жертвой

Изменение показателей негативного биномиального распределения численности метацеркарий *Diplostomum huronense* в плотве разных возрастов  
Indexes of negative binomial distribution for the *Diplostomem huronense* metacercariae number in roach of different ages

Возрастные группы рыб	Зараженность, %	ИО	Me	$\chi^2$	k	P, %
2+, 3+	100	11.79	9.0	8.41	1.912	25
4+, 5+	66.7	20.58	11.0	38.46	0.348	25
6+, 7+	81.3	25.25	8.0	4.34	1.401	1

Примечание. ИО — индекс обилия (экз.); Me — медиана;  $\chi^2$  — дисперсия; k — агрегированность; P — вероятность согласования частот с НБР, %.



Частотное распределение численности *Diplostomum huronense* в плотве разных возрастов.

*a* — возраст 2+, 3+; *б* — возраст 4+, 5+; *в* — возраст 6+, 7+.

Frequency distribution of the *Diplostomum huronense* metacercariae number in roach of different ages.

рыбоядных птиц. Так, Иешко и Шустовым (1982) в эксперименте было показано, что нарушение зрительной реакции рыб наступает при относительно низких значениях интенсивности инвазии (>25 экз. в хрусталике), а утрата оптомоторной реакции при 100 и более паразитов в глазу. Вероятно, что интенсивно зараженные особи поднимаются к поверхности воды и выедаются птицами, питающимися рыбой, в результате выживают особи, имеющие низкую инвазию диплостомидами.

Возрастная группа рыб 4+—5+ характеризовалась нарастанием интенсивности заражения, но при снижении значений встречаемости диплостомид. Для этих рыб заметно возрастает интенсивность инвазии и разброс в варьировании значений зараженности отдельных рыб. При этом тип распределения сохраняется и моделируется кривой НБР (см. таблицу, рисунок, б). Это свидетельствует о том, что нарастание зараженности и увеличе-

ние интенсивности инвазии регулируется со стороны хозяина, а также гибели сильно зараженных особей.

Встречаемость и распределение паразитов в рыбах старшего возраста показывает, что для них характерно отсутствие выраженного нарастания зараженности (см. таблицу, рисунок, *е*). Видимо, плотва в возрасте 6+ и 7+ отличается высокой устойчивостью к заражению метацеркариями, а также благодаря изменению мест обитания пространственно разобщена с источником заражения — брюхоногими моллюсками. У рыб старших возрастных групп сокращается интенсивность и разброс варьирования зараженности диплостомидами. Отсутствие поступления нового заражения и селективная смертность сильно инвазированных особей приводят к тому, что распределение теряет агрегированный характер и приближается к нормальному, тем самым характеризуя разрушающуюся систему паразит—хозяин. Вероятной причиной такого явления является изменение биологии плотвы: взрослые рыбы отходят на более глубокие станции водоема, отдаляясь от мест обитания брюхоногих моллюсков. К тому же в организме плотвы происходят физиологические изменения (уплотнение покровов), препятствующие проникновению паразитов в тело хозяина.

Таким образом, паразитарная система диплостоиды—плотва — это структура, возникающая при взаимодействии популяций паразита и хозяина и характеризующаяся пространственной асимметрией, при которой большая часть паразитов обитает в небольшом количестве хозяев, т. е. вероятность поселения паразитов в ранее зараженном хозяине выше, чем в свободном от паразитов. Подобная неравновероятность распределения отмечается для большинства видов паразитов (Pennycuik, 1971; Бреев, 1972; Anderson, 1974; Anderson et al., 1978) и характеризует процесс активной регуляции численности паразита со стороны хозяина.

Динамика типов распределения была получена при экспериментальном заражении рыб *Brachydanio rerio* церкариями трематоды *Transversotrema patialense*. Установлено, что распределение численности проникших в хозяина паразитов меняется от случайного до агрегированного с увеличением как дозы церкарий, так и длительности периода заражения (Anderson et al., 1978). При малых дозах заражения или при непродолжительной экспозиции распределение паразитов на рыбах соответствовало биномиальному, либо распределению Пуассона. По мере увеличения дозы или экспозиции контакта рыб и церкарий распределение прижившихся паразитов описывалось негативным биномиальным распределением (НБР). Анализ данных эксперимента и рассчитанных математических моделей позволил авторам работы доказать, что агрегированность может резко увеличиться при появлении незначительных различий в восприимчивости хозяев.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ на примере плотвы показал, что распределение численности метацеркарий *Diplostomum huronense* в популяции плотвы соответствует негативному биномиальному в начальный период жизни рыбы (до возраста 5+). Агрегированность паразитов в выборке формируется не только благодаря индивидуальным различиям в устойчивости рыб к заражению метацеркариями, но и в результате высокой смертности сильно зараженных особей. У более старых особей хозяина и метацеркарий наблюдается разру-

шение устоявшейся системы паразит—хозяин и распределение паразита приближается к нормальному.

Таким образом, метацеркарии *Diplostomum huronense* являются важным фактором, контролирующим численность молоди рыб в водоеме, оказывая прямое (гибель личинок при поражении церкариями) и косвенное влияние (выедание рыбоядными птицами сильно инвазированных особей рыб).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (№ ГК 01.0.40 001030).

#### Список литературы

- Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л.: Наука, 1972. 72 с.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразитологическое исследование рыб. Л.: Наука, 1985. 108 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Уч. пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Иешко Е. П., Голицына Н. Б. Опыт использования негативного биномиального распределения как модели частотного распределения паразитов // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 109—114.
- Иешко Е. П., Аникиева Л. В., Павлов Ю. Л. Моделирование паразит-хозяинных отношений на примере системы *Proteocephalus exiguus* и ряпушки *Coregonus albula* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 161. С. 63—72.
- Иешко Е. П., Матвеева Е. М., Груздева Л. И. Экспериментальное изучение пространственных аспектов взаимодействия хозяина и паразита на примере картофель—золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis* // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 4. С. 438—447.
- Иешко Е. П., Шустов Ю. А. Определение воздействия диплостомозной инвазии (Trematoda, Diplostomidae) на остроту зрения рыб // Паразитология. 1982. Т. 61, вып. 1. С. 81—83.
- Павлов Ю. Л., Иешко Е. П. Модель распределения численности паразитов. Докл. АН СССР. 1986. Т. 289, № 3. С. 746—748.
- Петрушевский Г. К., Петрушевская М. Г. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1960. Т. 19. С. 333—343.
- Судариков В. Е., Шигин А. А. К методике работы с метацеркариями трематод отряда Strigeidida // Тр. ГЕЛАН. 1965. Т. 15. С. 159—165.
- Anderson R. M. Population dynamics of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama*) // Journ. Anim. Ecol. 1974. Vol. 72. P. 305—321.
- Anderson R. M., Whitefield P. I., Dobson A. B. Experimental studies of infection dynamics: infection of definitive host by cercariae of *Transversotrema patialensa* // Parasitology. 1978. Vol. 77. P. 189—200.
- Crofton H. D. A quantitative approach to parasitism // Parasitology. 1971a. Vol. 62. P. 178—193.
- Crofton H. D. A model of host-parasite relationships // Parasitology. 1971b. Vol. 63. P. 343—363.
- Pennycuik L. Frequency distribution of threespined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binominal distribution // Parasitology. 1971. Vol. 63. P. 389—406.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // Journ. Parasitol. 2000. Vol. 86. P. 228—232.

INVASION CHARACTER AND DISTRIBUTION  
OF THE DIPLOSTOMUM HURONENSE (LA RUE, 1927) HUGNES, 1929  
METACERCARIAE IN ROACH OF LAKE LADOGA

E. P. Ieshko, D. I. Lebedeva

*Key words:* fish parasites, Trematoda, *Diplostomum huronense*, metacercariae, Lake Ladoga, roach.

SUMMARY

Estimation of the invasion character and distribution of the *Diplostomum huronense* metacercariae depending on the fish host age has been carried out in roach of Lake Ladoga. Distribution of *D. huronense* in the young roach (up to age 5+) is negative binomial. Aggregation of the parasite is caused not only by individual differences in the fish host resistance to the metacercariae invasion, but by a high mortality of hyperinfected fishes as well. In older individual hosts the host-parasite system is destroyed, and the parasite distribution approximates to normal.

The parasite system of the diplostomids in roach is characterized by the spatial asymmetry, when most part of parasites inhabit few individual hosts, and probability of the case when a parasite get into previously infected host is higher than that of the invasion of parasite-free host.

Thus, the *Diplostomum huronense* metacercaria is an important factor regulating the fish fry number both in direct (death of infected fry) and indirect (elimination of hyperinfected fishes by ichthyophagous birds) way.